Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Untersuchungen über den Heliotropismus.

Vorläufige Mittheilung

von **Julius Wiesner,**
corr. Mitgliede der k. Akademie der Wissenschaften.

Vor einigen Jahren begann ich, die heliotropischen Erscheinungen der Pflanzenorgane einer einheitlichen und möglichst allseitigen Untersuchung zu unterziehen. Einen Theil der hierbei gewonnenen Ergebnisse habe ich bereits der Öffentlichkeit übergeben.[1] Die Arbeit liegt nun, bis auf einige wenige noch nachzutragende Versuche, welche nur bei günstigeren als den jetzt (December) herrschenden Lichtverhältnissen ausführbar sind, in ihren Resultaten vollendet da. Die Masse des zu bewältigenden Materiales, bei dessen Zustandekommen ich von meinem Assistenten, Dr. Karl Mikosch, und mehreren meiner Schüler vielfach unterstützt wurde, ist im Laufe der Jahre so angewachsen, dass zur sorgfältigen Darstellung desselben wohl Monate nöthig sein werden. Da indessen, wie schon erwähnt, die Endergebnisse meiner Untersuchungen klar vorliegen, so will ich mir jetzt schon erlauben, dieselben der hochverehrten Classe in einem kurzen vorläufigen Berichte bekanntzugeben. Gleichzeitig ziehe ich das versiegelte Schreiben vom 18. October 1877 zurück, in welchem ich zur Wahrung meiner Priorität meine im Nachfolgenden genauer präcisirten Wahrnehmungen über die grosse Verbreitung des negativen Heliotropismus aufzeichnete.

In dem zweiten, meine Monographie des Heliotropismus abschliessenden Theile, den ich seinerzeit in den Denkschriften der kais. Akademie veröffentlichen werde, wird zunächst die experimentelle Grundlage dieser Gruppe physiologischer Erscheinungen

---

[1] Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. Eine physiologische Monographie, I. Theil. Denkschriften der kais. Akad. d. Wiss. Bd. XXXIX, pag. 143—209 (1878).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

zum Abschlusse gebracht und dabei namentlich die Beziehung zwischen Heliotropismus und Längenwachsthum klargelegt werden; ferner werde ich darin die Formen, in welchen der Heliotropismus in den einzelnen Organen der Pflanzen (Stengel, Blatt, Blüthe, Wurzel etc.) auftritt, eingehend schildern, und die biologische Bedeutung der Lichtlage der Organe zu interpretiren versuchen.

1. Schon im ersten Theile meiner Monographie wurden einige Thatsachen aufgeführt, welche sowohl für den positiven als für den negativen Heliotropismus darauf hindeuten, dass beide Erscheinungen auf Längenwachsthum beruhen. Es wurde dies nun strenge bewiesen, nicht nur durch directe Messungen, sondern auch durch die Thatsache, dass der Heliotropismus sich nur unter den Bedingungen des Wachsthumes (z. B. bezüglich Sauerstoffabsorption, Temperaturgrenzen, Einfluss der Luftfeuchtigkeit etc.) vollzieht, und dass die für wachsende Pflanzentheile charakteristischen Eigenschaften (z. B. für positive die Dehnsamkeit etc.) an den bei heliotropischen Organen geförderten Regionen in relativ höherem Masse auftreten.

Die Beziehung zwischen den heliotropischen Effecten und der Brechbarkeit des wirksamen Lichtes wurde schon im ersten Theile meiner Arbeit klargelegt. Die heliotropische Kraft ist im Gelb null und nimmt nach beiden Seiten des Spectrums zu, stark nach ultraviolett, schwach nach ultraroth. Anschliessend hieran wurde die noch immer nicht feststehende Relation zwischen Lichtfarbe und Längenwachsthum untersucht. Für nicht zu grosse Lichtintensitäten wurde gefunden, dass die Hemmung des Längenwachsthums positiv heliotropischer Organe der heliotropischen Kraft der Lichtstrahlen direct proportional ist, ferner aber constatirt, dass bei hoher Lichtstärke auch Strahlen, welche keine heliotropischen Wirkungen ausüben, das Längenwachsthum unter Umständen sogar in hohem Grade zu hemmen vermögen. So werden die Stengelglieder von vielen Pflanzen durch den gelben Antheil des Sonnenlichtes bei einseitiger Beleuchtung nicht heliotropisch, wohl aber im Längenwachsthum stark gehemmt. Für heliotropische Organe mittlerer Empfindlichkeit, die, wie ich früher zeigte, hinter Kalibichromatlösung keine Krümmung erfahren, z. B. für die hypocotylen Stengelglieder von *Helianthus annuus*, lässt sich selbst in diesem gemischten Lichte zeigen, dass

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Lichtstrahlen das Längenwachsthum hemmen können, ohne auch Heliotropismus hervorzurufen. Die Prüfung der Hemmung des Längenwachsthums in einem Lichte bestimmter Brechbarkeit geschieht in der Weise, dass die an einer Seite beleuchtete Pflanze um ihre Axe rotiren gelassen wird, wobei sie successive allseitig beleuchtet wird.

Diese Angabe erscheint auf den ersten Blick unverständlich, da sie unserer heutigen Vorstellung über den Zusammenhang von Heliotropismus und Hemmung des Längenwachsthums widerspricht, derzufolge ersterer schon ein Mass der Retardation des letzteren sein soll. Die Sache erklärt sich indess in folgender einfacher Weise. Je geringer die heliotropische Kraft einer Lichtfarbe ist, desto grösser ist die Intensität, bei welcher sie das Wachsthum hemmt. Für Gelb ist die Intensität, welche das Längenwachsthum hemmt, schon so gross, dass ein von diesem Licht einseitig bestrahlter Stengel für sein Empfindungsvermögen vor- und rückwärts gleich stark beleuchtet ist, es desshalb nicht mehr zum Heliotropismus kommen kann. Auf eine geringere Lichtintensität, bei welcher ein für dieses Organ empfindbarer Lichtunterschied an Licht- und Schattenseite zu Stande kommen könnte, reagirt der Pflanzentheil aber nicht mehr; nunmehr wird das Organ weder im Wachsthum gehemmt, noch bietet es Heliotropismus dar.

Die gelben Strahlen sind also zur Hervorrufung der heliotropischen Effecte an und für sich geeignet, die Bedingungen für einen durch Gelb hervorrufbaren Heliotropismus scheinen aber, nach meinen bisherigen wohl sehr zahlreichen Erfahrungen, in der Pflanzenwelt nicht realisirt zu sein. Organe, welche genügend dick wären, um Gelb von hoher Intensität stark zu absorbiren, und dabei heliotropisch empfindlich wären, müssten auch im Lichte dieser Brechbarkeit Heliotropismus zeigen. Da Ultraroth, Roth, Orange und selbst Gelb Wachsthumshemmung in positiv heliotropischen Organen hervorrufen, so ist ersichtlich, dass der bis jetzt fast allgemein als richtig angenommene Satz, demzufolge die mechanischen Leistungen des Lichtes, namentlich Heliotropismus und Hemmung des Längenwachsthums bloss an die stärker brechende Hälfte des sichtbaren Spectrums gebunden seien, unhaltbar geworden ist.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

2. Ich habe bereits früher (l. c. p. 173 ffd.) bewiesen, dass mit Abnahme der Lichtintensität die heliotropischen Effecte sich bis zu einem Maximum steigern und von hier continuirlich bis auf Null sinken. Dieses Verhältniss wurde vollständig ausreichend erklärt. Bei der Prüfung der Relation zwischen Lichtintensität, Heliotropismus und Hemmung des Wachsthums positiv heliotropischer Organe, speciell der Stengel, wurde gefunden, dass von sehr hoher Lichtintensität (directes Sonnenlicht) an bis zur Dunkelheit nicht, wie man annehmen sollte, das Längenwachsthum continuirlich zunimmt, sondern dass das Längenwachsthum zuerst auf ein (kleines) Maximum steigt, dann auf ein Minimum fällt und von hier an continuirlich steigt, bis bei einer kleinen Lichtstärke, auf welche die Pflanze nicht mehr reagirt, jede Hemmung des Längenwachsthums aufhört und das grösste Längenwachsthum des Organes erreicht ist. Dieses überraschende Verhalten erklärt sich durch das Vorhandensein von positiv und negativ heliotropischen Elementen in einem und demselben Organe (Stengel, Blatt, Wurzel). Die letzteren wachsen allerdings im Lichte begünstigt, aber bei sehr grosser Lichtintensität wird auch ihr Längenwachsthum ebenso wie im schwachen Lichte oder im Finstern beeinträchtigt oder gar gänzlich gehemmt. Es existirt also eine Lichtstärke, bei welcher alle Elemente im Wachsthume gehemmt sind (grosses Minimum des Längenwachsthums im Lichte); eine geringere, in welcher die negativ heliotropischen Elemente begünstigt wachsen, aber die positiven gehemmt sind (kleines Maximum); eine noch geringere, bei welcher beiderlei Elemente gehemmt sind (kleines Minimum) und endlich eine sehr geringe Lichtstärke, bei welcher die positiven Elemente gar keine Hemmung im Längenwachsthume erfahren und die grösste Längenausdehnung des Organes möglich machen (grosses Maximum). Bei Überwiegen stark positiv heliotropischer Elemente (Parenchym) gegenüber den negativen (gewisse Elemente des noch wachsenden Gefässbündels) kann die erste Hebung und Senkung der Curve so zurücktreten, dass das Längenwachsthum von Licht zu Dunkel continuirlich zuzunehmen scheint.

3. Bei Organen mittlerer heliotropischer Empfindlichkeit beruht der Eintritt des Heliotropismus auf Turgorausdehnung im Sinne von de Vries und kann in hochprocentigen Kochsalz-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

lösungen durch Aufhebung des Turgors die (positiv) heliotropische Krümmung ausgeglichen werden. Hier beruht der die heliotropische Krümmung vollziehende Längenzuwachs auf elastischer Dehnung der Zellenmembran. Bei heliotropisch sehr empfindlichen Organen sind selbst schwache heliotropische Krümmungen durch Plasmolyse fast gar nicht rückgängig zu machen, indem die Membranen der durch den Turgor ausgedehnten Zellen, wie schon die classischen Untersuchungen von Sachs über die Mechanik des Wachsthums vermuthen lassen, in Folge ihrer ausserordentlich grossen Wachsthumsfähigkeit in so hohem Grade ductil sind, dass die Turgorausdehnungen der Zellmembran durch Plasmolyse nicht mehr ganz aufzuheben sind. Merkwürdigerweise verhalten sich heliotropisch sehr wenig empfindliche Pflanzentheile bei der Plasmolyse so wie sehr empfindliche; auch hier ist selbst eine schwache heliotropische Krümmung in concentrirten Kochsalzlösungen nicht mehr ausgleichbar. Der Grund dieser anfänglich sehr befremdlichen Erscheinung ist aber hier ein ganz anderer als dort. Heliotropisch sehr wenig empfindliche Organe wachsen sehr langsam, krümmen sich in Folge dessen auch sehr langsam, und indem die Krümmung sich einstellt, hat sich mittlerweile das Wachsthum durch Intussusception geltend gemacht und führte zur Fixirung der durch Turgordehnung hervorgerufenen Krümmung. [1])

4. Die Wirkungsweise des Lichtes macht sich in den heliotropischen Organen in einer merkwürdigen Form geltend, welche im ersten Theile meiner Monographie als photomechanische Induction bezeichnet wurde. Dieser zufolge wirkt ein Lichtimpuls mit steigender, beziehungsweise fallender Kraft in einer bestimmten Zeit, so dass der heliotropische Effect sich als eine Function von Licht und Zeit zu erkennen gibt. Eine einseitig continuirlich

[1]) Bei dickeren Stengeln mittlerer heliotropischer Empfindlichkeit (z. B. bei Phaseolus multiflorus) wird die Krümmung in Salzlösungen nicht nur nicht ausgeglichen, sondern in Folge Aufhebung der Gewebespannung in der Lichthälfte des Organes sogar beträchtlich verstärkt. Meine Beobachtungen über das plasmolytische Verhalten heliotropisch gekrümmter Pflanzentheile weichen mithin wesentlich von jenen ab, die jüngsthin de Vries (Bot. Zeitung 1879, December, Nr. 51, p. 834) über diesen Gegenstand veröffentlichte. Dieser verdiente Forscher, dem bekanntlich die plasmolytische Methode zum Studium des Wachsthums zu danken ist, hat offenbar mit einer zu kleinen Zahl von Pflanzen experimentirt.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

beleuchtete Pflanze empfängt also einen Lichtüberschuss, nämlich eine nicht weiter verwerthbare Kraftmenge. Um dies im Experimente anschaulich zu machen und um auch wenigstens näherungsweise die reelle Lichtzeit, nämlich jene Zeit kennen zu lernen, in welcher das Licht in den Organen Arbeit leistet, wurden intermittirende Beleuchtungsversuche angestellt, welche beispielsweise für die Kresse ergaben, dass der dritte Theil jener Zeit, welcher bei continuirlicher Beleuchtung nöthig ist, um den Heliotropismus zu induciren, bei intermittirender Lichtwirkung zu dem gleichen Effecte ausreicht. Wenn also unter bestimmten Versuchsbedingungen bei constanter Beleuchtung ein Zeitraum von einer Stunde nöthig ist, um an einem später in's Dunkle gebrachten Stengel des Versuchspflänzchens Krümmung hervorzurufen, so genügt bei regelmässig intermittirender Lichtwirkung 20 Minuten Lichtzeit, vertheilt auf eine Stunde, zur Hervorbringung des gleichen Effectes.

5. Wie Sachs bereits vermuthete und meine oben angedeuteten Versuche ergaben, hat man besondere positive und negative heliotropische Elemente in den Pflanzenorganen zu unterscheiden. Ein in der Jugend positiv heliotropisches Organ, welches in späteren Entwicklungsstadien negativ wird, nimmt diesen neuen Zustand nicht etwa dadurch an, dass die anfänglich positiv heliotropischen Elemente später negativ werden, wie bis jetzt fast allgemein angenommen wird, sondern weil anfänglich die positiv heliotropischen, später die negativ heliotropischen Elemente wirksam geworden sind.

6. Man hat bis jetzt aus dem Verhalten der positiv heliotropischen Organe, welche im Finstern begünstigt wachsen, die Annahme abgeleitet, dass die negativ heliotropischen Organe im Finstern eine Hemmung oder doch Verzögerung des Längenwachsthums erfahren müssten. Diese Annahme ist durchaus nicht allgemein richtig; das hypocotyle Stengelglied von *Viscum album*, das in ausgezeichnetster Weise negativ heliotropisch ist, wächst allerdings im Finstern gar nicht; aber die gleichfalls sehr stark negativ heliotropischen Luftwurzeln wachsen im Dunkeln entweder ebenso stark oder noch stärker als im Lichte. Dieses scheinbar widersprechende Verhalten erklärt sich aber aus dem Umstande, dass diese Organe reichlich positiv heliotropische Elemente enthalten, welche im Finstern begünstigt wachsen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

7. Man hat als Ursache des positiven Heliotropismus eine Turgorsteigerung in den Zellen der Schattenseite des Organes angenommen, welche, um mit de Vries zu sprechen, zunächst eine Turgorausdehnung hervorruft und zum Wachsthum durch Intussusception führt. Diese Erklärungsweise hat aber keine allgemeine Giltigkeit, sie erklärt nicht den positiven Heliotropismus einzelliger Organe (Vaucheriaschläuche, Fruchtträger von *Pilobolus* etc.), denn jede Turgorsteigerung in einer Zelle muss zu einem allseits gleichen Druck auf die Zellwand führen. Um diesen Widerspruch zu lösen, hat man zwei Formen des positiven Heliotropismus angenommen, den der einzelligen und den der vielzelligen Organe. Es lässt sich nun zeigen, dass eine solche Unterscheidung nicht nöthig ist, und dass man auf Grund von Thatsachen das Zustandekommen positiv heliotropischer Beugungen in übereinstimmender Weise deuten kann.

Die Wachsthumsfähigkeit einer Zelle gibt sich in der Membran durch eine Reihe von physikalischen Eigenschaften, von denen in erster Linie Dehnbarkeit zu nennen ist, zu erkennen. Diese Eigenschaft bedingt, dass ein Organ desto dehnbarer ist, je grösser seine Wachsthumsfähigkeit sich gestaltet. Zwei in gleichen Entwicklungsstadien befindliche Internodien, z. B. der Saatwicke, von denen das eine im Dunkel, das andere im Lichte sich ausbildete, besitzen ungleiche Dehnbarkeit; ersteres ist dehnbarer als letzteres, es erfährt durch einen bestimmten Zug eine stärkere, nicht mehr rückgängig zu machende Dehnung als letzteres. Es ist mithin anzunehmen, und es lässt sich dies in günstigen Fällen direct constatiren, dass ein einseitig beleuchtetes Internodium von *Vicia sativa* an der Schattenseite dehnbarer ist als an der Lichtseite, was sich nur so verstehen lässt, dass die Membranen der den positiven Heliotropismus hervorrufenden Zellen desto dehnsamer sind, je mehr sie von der Lichtquelle entfernt sind. Steigert sich nun in einem solchen Organe der Turgor, so muss die Schattenseite desselben convex werden. Diese Vorstellung lässt sich auch auf die einzelligen positiv heliotropischen Organe übertragen. Bei einseitiger Beleuchtung bleibt die Schattenseite dehnbar, die Lichtseite verliert ihre Ductilität mehr oder weniger und eine Steigerung des Turgors muss nun auch hier zur positiven Lichtbeugung des Organes führen. Man sieht

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

also, dass eine Unterscheidung einzelliger und vielzelliger positiv heliotropischer Organe nicht nöthig ist, und zwar umsoweniger, als die Bedingungen des Heliotropismus und sein Verlauf bei ein- und vielzelligen Organen genau übereinstimmen.

So existirt z. B. für die Sporangienträger von *Pilobolus crystallinus* dieselbe Relation zwischen Lichtbrechung und Lichtintensität einerseits und Heliotropismus andererseits, wie bei den Stengeln dicotyler Pflanzen. In allen Fällen ist, unserer Anschauung zufolge, die Vorbedingung für den Heliotropismus in der relativ grösseren Dehnbarkeit der Wand an der Schattenseite des Organes zu suchen; die Krümmung selbst aber wird erst durch den Turgor vollzogen. Schon eine gleichmässige Turgorsteigerung in den Zellen eines positiv heliotropischen Organes müsste zu einer positiven Lichtbeugung führen, es sprechen aber mehrere Gründe dafür, dass thatsächlich der Turgor in den im Dunkeln befindlichen Zellen ein grösserer ist als in den beleuchteten.

Auch bezüglich der negativ heliotropischen Organe hat sich eine Vorstellung über die in den Zellen stattfindende Mechanik ergeben, die aber vorläufig noch als eine Hypothese anzusehen ist. Nimmt man an, dass die negativ heliotropischen Elemente unter günstigen Beleuchtungsverhältnissen im hohen Grade elastisch dehnbar werden, so müssten auch sie durch eine Turgorsteigerung eine Lichtbeugung erfahren, die aber eine negativ heliotropische sein müsste. Durch Intussusception würde diese durch die Turgorausdehnung eingeleitete Krümmung, ähnlich so wie bei positiv heliotropischen Organen, fixirt werden.

8. Meine Untersuchungen gestatten es, den Heliotropismus schärfer zu präcisiren, als dies früher möglich war. Äusserlich zeigt sich der Heliotropismus in einer bestimmten Orientirung des Organes zum Lichte, bedingt wird er durch das Licht, und sein wahres Wesen ist in bestimmten Verhältnissen des Wachsthums begründet. Alle diese Kriterien müssen nachweisbar sein, wenn eine Erscheinung als eine heliotropische bezeichnet werden soll. Es gibt ja Orientirungen von Pflanzentheilen gegen das Licht, welche nicht vom Lichte ausgehen, es gibt derlei Orientirungen, die mit Wachsthum nichts zu schaffen haben; alle derartigen Phänomene sind vom Gebiete des Heliotropismus auszuschliessen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

So die Lichtwärtsbewegung der Schwärmsporen, welcher neuerlich Strasburger den Namen *Phototaxis* gegeben hat, um die Verschiedenheit dieses Phänomens vom Heliotropismus schon in der Bezeichnung auszudrücken. Auch der sogenannte negative Heliotropismus der Myxomyceten-Plasmodien gehört nicht hieher, ebensowenig als die Lichtwärtsbewegung der Chlorophyllkörner oder durch das Licht hervorgerufene Protoplasmabewegungen. Aber auch die Lichtstellung der Blättchen vieler Leguminosenblüthen (z. B. von *Robinia Pseudacacia*), welche, wie die Untersuchungen von Pfeffer lehrten, ohne Wachsthum zu Stande kommen, gehören nicht in das Gebiet des Heliotropismus. Da nicht das Äussere der Erscheinung, sondern das Wesen desselben vor allem in die Präcisirung eines wissenschaftlich zu begründenden physiologischen Begriffes einbezogen werden muss, so leuchtet ein, dass der bis jetzt festgehaltene „Heliotropismus ohne Wachsthum" fallen gelassen werden muss.

9. Heliotropismus der Stengel. Die Lichtstellung der Zweige wird in der Regel nicht durch Heliotropismus allein, sondern durch diesen in Verbindung mit Geotropismus bedingt. Es gilt dies in erster Linie für die positiv heliotropischen Organe, welche fast ausnahmslos auch negativ geotropisch sind. Positiver Heliotropismus und negativer Geotropismus wirken einander bei aufrechten Organen, wie H. Müller (Thurgau) zuerst zeigte, entgegen; ich bestätigte dies und fand noch, dass an vertical nach abwärts gerichteten Organen sich die geotropischen und heliotropischen Effecte summiren, so dass ein nach abwärts gekrümmter Spross durch Mitwirkung der Schwere und trotzdem das Gewicht des Sprosses zu heben ist, in der Regel leichter in die Richtung des Lichtes gelangt, als ein aufrechter. So erklärt es sich auch, dass vertical nach abwärts gerichtete Sprosse sich stets nach der Lichtseite hin aufrichten müssen.

10. Das so häufig (z. B. an *Corylus, Ulmus, Ampelopsis* etc.) zu beobachtende Überhängen der belaubten Sprosse nach der Lichtseite ist allerdings auf Heliotropismus zurückzuführen, aber in folgendem Sinne. Die jüngsten Internodien sind weich, plastisch und in diesem Zustande weder geotropisch noch heliotropisch. Später erst reagiren sie auf Licht und (durch geotropische

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Krümmungen) auf die Schwere. Es sind also die älteren Internodien, welche den ganzen Spross gegen das Licht beugen; ist das Stengelende weich und plastisch, so muss es nach dem Lichte überhängen. Das Nicken der Sprossenden an *Vitis* und *Ampelopsis* kömmt auf diese Weise zu Stande, ist also nicht als eine Erscheinung spontaner Nutation aufzufassen; freilich erfolgt das Starrwerden des Sprossgipfels noch in einer Zeit, in welcher derselbe überhängt, also früher als sich deutlicher Geotropismus einstellt. Dies kann aber nur bei ganz oberflächlicher Betrachtung zur Annahme führen, dass das Überhängen eine spontane Nutationserscheinung sei. Die Abwärtskrümmung der Zweige von *Fraxinus exselsior pendula* beruht auf ähnlichen Verhältnissen und wird nicht durch negativen Heliotropismus hervorgebracht.

Stengel sind in der Regel positiv heliotropisch und negativ geotropisch, freilich in sehr verschiedenem Grade. *Dipsacus*-Stämme sind nur im Etiolement schwach heliotropisch, unter normalen Beleuchtungsverhältnissen aber gar nicht, hingegen stark negativ geotropisch, desshalb auch die starke Aufrichtung von Seitentrieben dieser Pflanze. An den zottigen Stämmen von *Verbascum*-Arten ist unter keinerlei Verhältnissen auch nur eine Spur von Heliotropismus wahrzunehmen. Das andere Extrem repräsentiren junge, stark wachsende Stämme von *Helianthus tuberosus*, welche bei nicht zu hohem Sonnenstande dem Gange der Sonne folgen; im Hochsommer, nach meinen Beobachtungen zwischen Sonnenaufgang und etwa 10^h a. m. und zwischen 4^h p. m. und Sonnenuntergang, Abends richtet sich die Sprosse geotropisch aufwärts; zwischen 10 und 4^h steht in Folge der grossen Lichtintensität das Längenwachsthum dieser Sprosse völlig stille.

Bei manchen Gewächsen, z. B. Gräsern, sind es nur die Knoten der Stämme, welche die heliotropischen und geotropischen Bewegungen der Stengel verursachen, die Internodien sind passiv.

Die Stengel sind ihrer Organisation nach nicht nur positiv, sondern stets auch negativ heliotropisch, allein der negative Heliotropismus kömmt äusserlich häufig wegen starker, positiv heliotropischer Gegenkrümmungen nicht zum Vorschein. Als charakteristische Beispiele in dieser Beziehung nenne ich die folgenden. Die Internodien an *Tropaeolum majus* sind nach Sachs negativ heliotropisch; cultivirt man sie im schwachen Lichte, so verlieren

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

sie diese Eigenschaft und werden sehr stark positiv. Die Stengel von *Cichorium Intybus* erscheinen gewöhnlich dem Lichte gegenüber passiv. An schwach beleuchteten Standorten stehend und hier einseitig beleuchtet, werden die Stengel schwach positiv heliotropisch; an sehr stark sonnigen Standorten werden die Stengel negativ heliotropisch und wenden sich nach Norden. Triebe von *Cornus mas* u. m. a. zeigen ähnliche Verhältnisse. Die Stengel von *Phaseolus multiflorus* lassen eine Spur von negativem Heliotropismus erkennen, wenn man sie so viel als möglich im Sonnenlichte einseitig beleuchtet, während der Nacht aber im Gaslichte hält. An vielen Stengeln lässt sich selbst unter solchen Beleuchtungsverhältnissen negativer Heliotropismus nicht constatiren.

Die biologische Leistung des Heliotropismus der Stengel ist eine sehr mannigfaltige. Es soll hier nur auf Folgendes hingewiesen werden. Positiv heliotropische Stengel neigen sich und damit das des Lichtes so bedürftige Laub dem Lichte entgegen. Das junge Laub wird bei vielen Sprossen, deren junge, noch weiche Internodien lang sind, dadurch rasch dem Lichte zugeführt, dass die älteren nur schwach positiv vorgeneigten Stengel dem weichen Sprossgipfel die Richtung nach dem Lichte geben. Das Aufwärtskrümmen der Sprosse erfolgt häufig durch das Zusammenwirken von positivem Heliotropismus und negativem Geotropismus. Das Aufwärtsrichten vertical nach abwärts gekehrter Sprosse nach der Lichtseite hin ist auf dieselbe Ursache zurückzuführen. Indem positiv heliotropische Stengel die von ihnen getragene Laubmasse in günstige Beleuchtungsverhältnisse bringen, stellen sie sich selbst in die Richtung des einfallenden Lichtes, entziehen sich dadurch der Lichtwirkung und wachsen in Folge dessen begünstigt. Der negative Heliotropismus der Stengel besorgt die Wegleitung allzustark beleuchteter Sprosse aus dem grellen Lichte. Die hiedurch erzielte schwächere Beleuchtung kömmt entweder dem Sprossstücke selbst, dessen Stengel negativ heliotropisch gekrümmt wurde, oder höherstehenden, nicht negativ gebeugten Sprossstücken zu gute, wie dies an manchen *Galium*-Arten sehr schön zu sehen ist.

11. Heliotropismus der Blätter. Die Blätter nehmen eine während ihres Wachsthums veränderliche Lage gegen das Licht an. Die Spreiten stellen sich hiebei in der Regel senkrecht

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

auf die Richtung des wirkenden Lichtes und verharren, nachdem ihr Wachsthum beendet ist, in dieser „fixen Lichtlage“. Die Blattflächen folgen hiebei aber, wie photometrische Versuche lehrten, nicht dem stärksten, sondern dem stärksten zerstreuten Lichte, was in biologischer Beziehung von Wichtigkeit ist, weil dieses und nicht das directe Sonnenlicht für die Pflanze das herrschende ist.

Nicht alle Blätter fügen sich dieser Regel. Manche Pflanzen haben ein geringeres Lichtbedürfniss und stellen sich nur sehr unvollkommen senkrecht auf die Lichtstrahlen, oder sie sind so beweglich, dass eine fixe Lichtlage für sie zwecklos wäre. Doch gibt es unter den leicht beweglichen Blättern manche, die trotzdem eine sehr günstige fixe Lichtlage annehmen, z. B. die der Zitter-, Schwarzpappel etc., welche in Folge des zur Blattfläche senkrecht abgeplatteten Blattstieles leicht nur in der Ebene der fixen Lichtlage beweglich sind. Die Blätter der Silberpappel stellen sich nur sehr unvollkommen senkrecht auf die Beleuchtung, ja das Wenden ihrer weissen Rückseiten gegen das Licht bei bewegter Luft ist so bekannt, dass der Baum hiervon seinen Namen erhielt. Da eine starke Beleuchtung der Unterseiten der Blätter den Bestand des ganzen Blattes gefährdet, wie lange bekannt, so hat man den dichten Filzüberzug der Unterseite des Silberpappelblattes als eine Schutzeinrichtung, welche lichtdämpfend wirkt, anzusehen. Die Blätter mancher Pflanzen richten sich ausserordentlich stark negativ geotropisch auf, so stark, dass die Unterseiten sich dem Lichte zuwenden. Auch hier findet man die Unterseiten der Blätter mit lichtdämpfend wirkenden Überzügen bedeckt, z. B. bei *Sorbus Aria* mit weissem Filze, bei *Salix*-Arten mit Wachsdecken etc.

An Keimlingen der Tannen und an manchen anderen Pflanzen kann man deutlich sehen, dass gewisse Blätter auf zwei verschieden starke Lichtreize antworten. Starkes vom Zenith einfallendes Licht bringt die Blätter hier in eine horizontale Lage, schwaches Vorderlicht krümmt die Blattflächen positiv heliotropisch. Die Blätter nehmen in Folge dessen sichelförmige Gestalten an, die concave Krümmung ist gegen das schwächere Vorderlicht gekehrt. Solche sichelförmige heliotropische Krümmungen der Blätter sind schon früher von Sachs gesehen worden.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die Blätter sind negativ geotropisch, im schwachen Lichte positiv, im starken negativ heliotropisch. Die fixe Lichtlage der Blätter erfolgt vorwiegend durch Zusammenwirken von negativem Geotropismus und negativem Heliotropismus. Die fixe Lichtlage wird erreicht, wenn das Blatt durch negativen Heliotropismus in die günstigsten Beleuchtungsverhältnisse gebracht wurde; es verharrt in dieser Lage, weil bei der nun herrschenden relativ starken Beleuchtung die Bedingungen für die negativ geotropische Aufrichtung des Blattes die ungünstigsten geworden sind. Dies wird verständlich, wenn man bedenkt, dass die negativ geotropischen Gewebe durch das Licht in ihrer Entwicklung gehemmt werden.

12. Heliotropismus der Blüthen und blüthenförmigen Inflorescenzen. Es ist bekannt, dass die Blüthen sich ausserordentlich häufig dem Lichte zuneigen. Es geschieht dies in der Regel durch die Blüthenstiele, nur ausnahmsweise durch heliotropische Krümmungen des Perianths. Die Blüthentheile sind in der Regel aneliotrop. Ausnahmen sind die Perigonröhren von *Colchicum autumnale*, *Crocus vernus* u. m. a., welche das Wenden der Blüthen dieser Pflanzen nach dem Lichte hin vollziehen, die Staubfäden mancher Pflanzen, z. B. von *Plantago media*, die Fruchtknoten an *Epilobium roseum*, durch deren Krümmung im Lichte die Blüthe nach dem Lichte gekehrt wird, die noch wachsenden Schoten von *Arabis Turrita* u. a. m.

Die Blüthen wenden sich in der Regel heliotropisch dem Lichte zu, ein Wegwenden gehört zu den Seltenheiten.

Die Blüthen nehmen entweder eine fixe Lichtlage ein, oder sie wenden sich mit dem Lichte. Beide Extreme sind durch zahlreiche Zwischenformen verbunden.

Der erstere Fall ist der weitaus häufigere. An den meisten, an Waldrändern in Hecken stehenden blühenden Pflanzen sieht man wie die Blüthen oder blüthenförmigen Inflorescenzen (Köpfchen, Dolden) sich dem einseitigen Lichte zuwenden und in der einmal angenommenen Lage verharren.

Der Blüthenkopf am *Helianthus annuus* wird gewöhnlich als Beispiel einer mit der Sonne sich bewegenden Blume hingestellt.

Aber nach genauen von mir angestellten Beobachtungen nimmt derselbe eine fixe Lichtstellung an, und stellt sich auf

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

freien Standorten gewöhnlich nach Südosten. Eine tägliche, durch den Sonnenstand bedingte Änderung der Blüthenstellung, wie sie von *Hales*, *de Candolle*, *Dutrochet* u. a. angegeben wurde, habe ich niemals gesehen, und nur durch künstliches Etiolement der Köpfchenträger kann man bei Änderung der Beleuchtungsrichtung kleine Lageveränderungen erzwingen.

Hingegen wenden sich die Blüthenköpfe von *Tragopogon orientale* sehr schön mit der Sonne. So lange das Köpfchen noch nicht geöffnet ist, wächst dessen entschieden positiv heliotropischer Träger so langsam, dass es zu keiner Krümmung kömmt. Während des Blühens tritt aber starker Heliotropismus des Trägers ein und währt so lange als das Köpfchen blüht, nämlich sich täglich öffnet und schliesst, was gewöhnlich 3—5 Tage dauert. Schon vor Sonnenaufgang sind die bereits blühenden, aber noch nicht geöffneten Köpfchen nach Osten gewendet und folgen, so lange sie offen sind — bis etwa gegen Mittag — dem Gange der Sonne. Nachmittags ist die Bewegung eine trägere. Bei hereinbrechender Nacht stehen alle Köpfchen aufrecht; sie richteten sich negativ geotropisch empor. Verblüht, bleiben die Köpfchen aufrecht stehen. Ein partielles Wenden der Blüthen und Blüthenstände mit der Sonne ist viel häufiger anzutreffen, z. B. bei *Papaver Rhoeas*, *Ranunculus arvensis*, *Sonchus arvensis*. Die Blüthenköpfe der letzteren findet man Morgens nach Osten gewendet, sie bewegen sich mit der Sonne nach Südosten. In dieser Stellung schliessen sie sich und verharren in derselben bis zur Dämmerung, zu welcher Zeit sie sich geotropisch aufrichten und Morgens desto leichter heliotropisch nach Osten gekehrt werden können. Das Wenden der Blüthen mit der Sonne bis zu einer bestimmten Lage hat seinen Grund darin, dass bei einer bestimmten Lichtintensität das Wachsthum des Blüthenstieles völlig sistirt wird.

Das Überhängen der Blüthenknospen nach der Lichtseite wird nur indirect durch Heliotropismus bedingt. — Dies bewirken die tiefer stehenden Stengeltheile, welche gewöhnlich stark geotropisch aufstreben und nur wenig positiv heliotropisch nach der Lichtseite gekehrt sind; aber schon hiedurch geben sie dem weichen Stengelende, an welchem die relativ schwere Knospe sich befindet, die Direction nach dem Lichte. Das Erheben der sich öffnenden Knospe erfolgt selbstverständlich durch negativen Geotropismus

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

und es ist höchst merkwürdig, dass bei vielen Blüthen, z. B. denen von *Geranium pratense* die Hebung des Blüthenstieles gerade nur so weit geht, dass die Apertur der Blüthe vertical wird.

Es gibt Pflanzen, deren Blüthen nur unter bestimmten Beleuchtungsverhältnissen sich nach dem Lichte orientiren, so z. B. die von *Melilotus officinalis*, deren Blüthen auf freiem Standorte gleichmässig um die Spindel vertheilt sind, bei einseitiger Beleuchtung aber nach der Seite der stärksten Beleuchtung sich wenden, und doch empfängt auch die freistehende Pflanze von einer Seite intensiveres Licht. Die Blüthen mancher Pflanzen, z. B. von *Antirrhinum majus* werden nur unter besonders günstigen Beleuchtungsverhältnissen (schwach) heliotropisch, und wenden häufig auf Standorten mit einseitiger Beleuchtung ihre Blüthen nach verschiedenen Seiten.

Es gibt Blüthen und Blüthenstände, welche gar keine bestimmte Lage zum Lichte einnehmen oder, richtiger gesagt, deren Lage zum Lichte durch Heliotropismus gar nicht beeinflusst wird. Als Beispiel nenne ich *Gentiana ciliata*, deren Blüthen in Folge eines ausserordentlich starken negativen Geotropismus stets aufgerichtet sind, ferner die Blüthenstände der *Dipsacus-* und jener *Verbascum*-Arten, deren Blüthen eine unverrückbare Stellung im Blüthenstande einnehmen. Für derartige Blüthenstände wäre eine Neigung nach dem stärkeren Lichte ungünstig; ihre Träger sind ausserordentlich stark negativ geotropisch aber gar nicht (wenigstens nicht unter gewöhnlichen Verhältnissen) heliotropisch, so dass der Blüthenstand nur eine aufrechte Stellung annehmen kann, bei welcher die Blüthen am gleichmässigsten, also auch am günstigsten beleuchtet sind.

Die biologische Bedeutung des Heliotropismus besteht darin, die auf Insectenbefruchtung angewiesenen Blüthen in das günstigste Licht zu stellen. Es ist auch im höchsten Grade interessant, dass dort, wo der Heliotropismus zwecklos oder gar schädlich wäre, die Eignung zur heliotropischen Krümmung gänzlich fehlt oder wenigstens unter den gewöhnlichen Lebensbedingungen der betreffenden Pflanze gar nicht zur Geltung kommen kann.

Ein sehr begreiflicher Zusammenhang besteht zwischen den Blüthenfarben und der Neigung der Blüthen zum Wenden nach dem

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Lichte. Lebhaft gefärbte Blüthen kehren sich in der Regel stets nach dem Lichte; während Blüthen von grünlicher oder unansehnlicher Färbung aneliotrop sind. So sah ich auf einem Brachacker die Blüthe von *Papaver Rhoeas* und *Ranunculus arvensis* stark nach der Sonne gekehrt, während die Blüthen der verschiedenen *Chenopodium*- und *Atriplex*-Arten sich völlig passiv verhielten; die wohl auch grünlichen, aber doch mehr in die Augen fallenden Blüthenträger von *Erigeron canadense* neigten sich ein wenig nach der Richtung der stärksten Beleuchtung.

13. Heliotropismus der Wurzeln. Während die dem Lichte ausgesetzten Luftwurzeln in der Regel stark heliotropisch sind, zeigen die Bodenwurzeln, wenn sie, in feuchter Luft oder im Wasser cultivirt, dem Lichte ausgesetzt werden, ein sehr zweifelhaftes heliotropisches Verhalten. Gewöhnlich überwiegt der positive Geotropismus in so hohem Masse, dass der Heliotropismus verdeckt wird und erst durch Ausschluss der einseitigen Wirkung der Schwere lässt sich der Heliotropismus der Bodenwurzeln zur Anschauung bringen. Nur wenige solche Wurzeln zeigen schon direct negativen Heliotropismus, z. B. die vom weissen Senf.

Ich habe einen Weg ausfindig gemacht, um in zweifelhaften Fällen zu entscheiden, ob eine Wurzel positiv oder negativ heliotropisch ist. Während nämlich der positive Geotropismus jeder der beiden Formen des Heliotropismus entgegenwirkt, wenn die Wurzel vertical nach abwärts gerichtet ist, müssen sich, bis zu einer bestimmten Grenze, Geotropismus und Heliotropismus in ihren Effecten addiren, wenn die Wurzel aufrecht steht und von einer Seite continuirlich beleuchtet wird. Wendet sich bei einer solchen Aufstellung die Wurzel, wenn sie geotropisch nach abwärts wächst, constant nach dem Lichte, so ist dies ein Beweis für ihren positiven, wendet sie sich in entgegengesetzter Lage, so ist dies ein Beweis für ihren negativen Heliotropismus.

Durch diese Versuchsanstellung, ferner durch Ausschluss des Geotropismus — nämlich durch Rotation der einseitig beleuchteten Wurzel um eine horizontale Axe — constatirte ich, dass fast alle untersuchten Bodenwurzeln negativ heliotropisch sind, und nur wenige zeigen eine schwache Tendenz zu positivem Heliotropismus.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Ich habe die Luftwurzeln von 61 verschiedenen Pflanzen, von Selaginellen, Palmen, Pandaneen, Aroideen, Bromeliaceen, Orchideen, Liliaceen, Comelinaceen, Rubiaceen, Bignoniaceen und Ampelideen bezüglich des Heliotropismus geprüft und gefunden, dass 25 Species sehr starken, 23 deutlichen, 6 schwachen negativen Heliotropismus zeigten und nur vier Arten keinen Heliotropismus zu erkennen gaben. Positiven Heliotropismus konnte ich in keinem Falle constatiren.

Die fast allgemeine Tendenz der Bodenwurzeln zu negativem Heliotropismus, und die bei Luftwurzeln fast allgemein anzutreffende, deutlich ausgeprägte negative Lichtbeugung zeigen auf das klarste, dass der Heliotropismus, so sicher er auf bestimmten in der Zelle stattfindenden mechanischen Processen beruht, biologisch als eine Anpassungserscheinung aufgefasst werden müsse. Die Anlage zum Heliotropismus findet sich auch in Organen, welche in ihrer Entwicklung gar nicht auf das Licht angewiesen sind, aber diese Anlage kömmt erst unter dem Einflusse des Lichtes zur gehörigen, nämlich den Lebenszwecken der Pflanze dienlichen Ausbildung.

Dass man es im Heliotropismus mit einer Anpassungserscheinung zu thun habe, lehren auch die heliotropischen Verhältnisse der übrigen Organe.

14. Was den Heliotropismus der thallösen Pflanzen anbelangt, so habe ich vorzüglich nur solche untersucht, deren heliotropische Organe einzellig sind; ich fand, dass dieselben, wie schon erwähnt, mit den vielzelligen heliotropischen Organen in Allem übereinstimmen und somit kein Grund vorliegt, zwei Kategorien positiv heliotropischer Organe, einzellige und vielzellige zu unterscheiden. Dass sich das Zustandekommen des positiven Heliotropismus einzelliger Organe in derselben Weise deuten lässt, wie das vielzelliger, ist schon oben dargelegt worden.